2 月 February
2020, 63(2): 199 – 206
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http://www.insect.org.cn
doi: 10.16380/j.kcxb.2020.02.010

水稻施硅对白背飞虱刺吸和寄主选择行为的影响

贾路瑶, 刘丹丹, 侯茂林*

(中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要: 【目的】硅可增强植物对多种植食性昆虫的抗性。本研究旨在了解硅处理对水稻叶鞘硅化程度及其对白背飞虱 *Sogatella furcifera* 刺吸和寄主选择行为的影响,以明确施硅增强水稻对白背飞虱的抗性的部分机制。【方法】采用扫描电镜观察施硅水稻的叶鞘硅化程度;利用刺吸电位技术记录白背飞虱若虫刺吸行为;采用笼罩法测定白背飞虱雌成虫栖息和产卵选择性。【结果】与不施硅的对照相比,硅处理(0.16 和 0.32 g SiO_2/kg 土壤)增加了水稻叶鞘硅细胞的数量,延长了白背飞虱若虫刺吸行为中非刺探波和路径波的总时间,缩短了取食韧皮部汁液的时间。在选择性测定中,与对照组相比,白背飞虱雌成虫对 0.16 和 0.32 g SiO_2/kg 土壤处理的水稻的栖息率分别降低 48.0% 和 67.4%,在其上的产卵量分别降低 34.8% 和 46.1%。【结论】施硅增加水稻对白背飞虱的排驱性,阻碍白背飞虱的刺吸行为,因此有助于增强水稻对白背飞虱的抗性。

关键词: 白背飞虱; 硅; 水稻; 抗虫性; 刺吸电位; 刺吸行为; 寄主选择

中图分类号: Q968　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 0454-6296(2020)02-0199-08

Effects of silicon amendment to rice on piercing and host selection behaviors of the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae)

JIA Lu-Yao, LIU Dan-Dan, HOU Mao-Lin* (State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: 【Aim】 Silicon (Si) amendment to plants can confer enhanced resistance to multiple herbivores. The study aims to understand the effects of Si amendment on silicification of rice leaf sheath and on piercing and host selection behaviors of the white-backed planthopper (WBPH), *Sogatella furcifera*, so as to identify Si-mediated rice resistance to WBPH. 【Methods】 Silicification of rice leaf sheath was observed using scanning electron microscope (SEM). The piercing behavior of WBPH nymphs was recorded with electrical penetration graph (EPG). The host selection and oviposition preference of female adults of WBPH were determined with cage test. 【Results】 Compared with the control plants without Si amendment, the rice plants amended with 0.16 or 0.32 g SiO_2/kg soil were characterized by increased number of silica cells in the leaf sheaths. Si addition prolonged the non-probing event and pathway event and shortened the phloem ingestion event of WBPH nymphs. In the host selection tests, the settling preference of WBPH female adults for the rice plants amended with 0.16 and 0.32 g SiO_2/kg soil decreased by 48.0% and 67.4%, respectively, than for the control plants, and the oviposition amount on these Si-amended plants decreased by 34.8% and 46.1%, respectively, than on the control plants. 【Conclusion】 Si amendment to rice plants enhances rice resistance to WBPH through

基金项目: 国家重点研发专项(2018YFD0200306); 国家自然科学基金项目(31371951)
作者简介: 贾路瑶, 女, 1994 年 7 月生, 天津宝坻人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: 1014341965@qq.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: mlhou@ippcaas.cn
收稿日期 Received: 2019-11-20; 接受日期 Accepted: 2019-12-25

increasing the antixenosis of rice to WBPH and impairing the piercing behavior of WBPH.

Key words: *Sogatella furcifera*; silicon; rice; insect resistance; electrical penetration graph (EPG); piercing behavior; host selection

水稻 *Oryza sativa* 是我国三大主粮之一,其产量占粮食总产量的 30% ~35%(杨有才和周清明, 2003)。然而,水稻受到 100 多种害虫的为害(Pathak and Khan, 1994)。白背飞虱 *Sogatella furcifera* 是我国重要的水稻害虫之一,具有迁飞性、毁灭性和暴发性(程家安等, 2008)。白背飞虱通过刺吸韧皮部汁液对水稻植株造成直接伤害(娄永根和程家安, 2011),还可以通过传播植物病毒对水稻造成间接伤害(周国辉等, 2010)。化学杀虫剂虽然能在很大程度上可有效控制白背飞虱的危害,但长期、大量、不合理地使用农药带来了许多问题。水稻抗虫性是防治白背飞虱经济有效的措施之一,然而生产上可供利用的抗性资源很少。采用栽培管理措施来增强植物的抗虫性成为害虫防治的可供选择方法之一。

硅通常不被认为是植物生长所必需的元素,但由于它在植物营养方面的重要作用,被认为是一种"有益物质"或"准必需物质"(Ma, 2004)。在许多植物中发现,施硅可增强植物对刺吸式和咀嚼式口器昆虫的抗性。已有报道,施硅能够增强水稻对二化螟 *Chilo suppressalis*(韩永强等, 2010; Hou and Han, 2010)、三化螟 *Tryporyza incertulas*(Savant *et al*., 1999)、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*(Han *et al*., 2016)、褐飞虱 *Nilaparvata lugens*(Yang *et al*., 2017a)、白背飞虱(Salim and Saxena, 1992)等的抗性。硅对植物抗虫性的调节作用,一方面为组成性防御机制,即植物组织中硅沉积增加其硬度和耐磨度,降低植物可消化性(Massey and Hartley, 2009; Han *et al*., 2015),阻碍昆虫取食;另一方面为诱导性防御机制,包括增强多种保护性酶、抗虫次生代谢物合成酶等的活性(Alagar *et al*., 2010; Han *et al*., 2016)、诱导胼胝质沉积(Yang *et al*., 2018)和增强挥发性化合物来吸引捕食性和寄生性天敌(Maleck and Dietrich, 1999)。虽然前人报道施硅增强水稻对白背飞虱的抗性(Salim and Saxena, 1992),然而施硅调节水稻对白背飞虱抗虫性的机制尚不明确。本研究旨在分析水稻施硅对白背飞虱刺吸行为和寄主选择行为的影响,以期阐明施硅增强水稻对白背飞虱的抗性的部分机制,为硅肥用于白背飞虱种群调控奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源和水稻

白背飞虱初始种群采自农业部桂林作物有害生物科学观测实验站,已在人工气候箱内连续饲养 5 年以上。

试验中的水稻品种为台中 1 号(Taichung Native 1, TN1)。水稻种子在温水中浸泡 24 h、催芽至露白后,以塑料育秧盒作为苗床播种。一周后移栽到温室笼罩中的塑料桶(直径 17 cm,高 20 cm)中,每桶 4 穴,每穴 4 株。塑料桶内装同一批烘干的砂质壤土,每桶 3.5 kg 干土。

根据土壤有效硅含量和水稻对硅的需求量,使用 $Na_2SiO_3 \cdot 9H_2O$ 作为硅肥。参照 Han 等(2016)方法设置不施硅、中硅和高硅 3 种施硅水平:0(对照), 0.16 和 0.32 g SiO_2/kg 土壤。各处理按照每千克土壤施用纯氮 0.34 g(包括磷酸氢二铵和尿素中的氮;尿素,含 N≥46.4%)、五氧化二磷 0.41 g(磷酸氢二铵,含 N 21.2% 和 P_2O_5 53.8%)、氯化钾 0.62 g(含 K_2O≥60%)。肥料于移栽前 3 d 施用,施用后加水搅拌均匀。

1.2 施硅后水稻叶鞘硅化程度的测定

随机选取上述 3 种处理的 35 日龄盆栽水稻,在每株稻苗主茎中下部叶鞘上系一个封口膜小袋(5 cm×5 cm),每小袋内接入 5 头白背飞虱初羽化雌成虫。接虫时使小袋撑开,以便飞虱有足够的空间活动和取食。接虫 0, 24, 48, 72 和 96 h 后移除虫子和小袋,用刀片切取白背飞虱取食部位的叶鞘 0.3 ~0.5 cm。每处理重复 3 次。试验在人工气候箱(温度 27 ± 1℃,相对湿度 70% ± 5%,光周期 14L:10D)中进行。参照杨秉耀等(2006)的方法制备电镜观察样品。水稻叶鞘经 4% 戊二醛固定 48 h, 1% 四氧化锇固定 3 h, 0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.4)浸洗,50%, 70%, 80%, 90% 和 100% 乙醇梯度脱水,再采用 CO_2 临界点干燥法进行脱水处理,使用离子溅射仪(IB-5, Eiko, 日本)镀膜后,用扫描电镜(Regulus8100, Hitachi, 日本)观察水稻叶鞘中的硅细胞数量和大小。在每个处理中,随机选择 5 个 180 × 扫描电镜图片(0.35 mm^2)用于观测硅细胞数

量;用 Image-Pro Plus 图像分析软件(Version 6.0, Georgia, 美国)测定单个硅细胞的面积,每处理重复 5 次。

1.3　水稻施硅后白背飞虱若虫刺吸行为的测定

采用刺吸电位(electrical penetration graph, EPG)技术记录白背飞虱若虫在不同处理水稻上的刺吸行为,参照 Yang 等(2017b)方法进行试验。在法拉第笼中使用 Giga-8 DC-EPG (Wageningen Agricultural University, 荷兰)记录白背飞虱的刺吸行为。取饥饿 1 h 的白背飞虱 4 – 5 龄若虫,用真空抽气泵(QC-1S,北京市劳动保护科学研究所)进气口端的吸头吸住虫体腹部,将 EPG 金线(直径 18 μm,长 3 cm)用导电银胶粘在白背飞虱的前胸背板上。金线的另一端通过长约 2 cm 左右的铜丝连在铜钉上,将铜钉插入 EPG 探头。EPG 的植物电极为直径 2 mm,长 10 cm 的铜棒,竖直插入水中。将粘有金线的飞虱轻放在水稻叶鞘部位,使其能够自由取食,同时接通 EPG 电源,开启波形记录软件。通过软件 PROBE 3.4(Wageningen Agricultural University, 荷兰)记录并储存刺探波形。每头白背飞虱若虫持续记录 8 h,每次记录更换新的水稻和白背飞虱若虫。每处理有效重复数为 13 次。试验在温度 27 ± 1℃,相对湿度 70% ±5% 的安静环境下进行。

1.4　水稻施硅后白背飞虱雌成虫的寄主选择行为

采用笼罩法测定施硅对白背飞虱雌成虫的栖息选择和产卵选择的影响。测定栖息选择性时,选取 35 日龄盆栽水稻,每种处理各 1 盆,拔除枯叶和多余的稻苗,每桶保留 10 株。不同处理稻苗等距离排列在一个圆上(直径 20 cm),盆与盆之间大约间隔 20 cm。用 80 目防虫笼(长 × 宽 × 高 = 60 cm × 60 cm × 60 cm)罩住。在圆心处用培养皿(直径 9 cm, 高 2 cm)接入 35 头长翅型白背飞虱雌成虫。72 h 后统计各处理水稻上的虫数。一个笼罩为一次重复,共重复 12 次。重复之间轮换笼罩内各处理稻苗的相对位置。测定产卵选择的方法基本相同,不同的是每处理采用 3 株 30 日龄稻苗移栽到塑料杯(直径 8 cm,高 14 cm)中,在防虫笼中心接入 10 头初怀卵雌成虫,1 周后计数各稻株上的若虫数,并剪取稻株于解剖镜下解剖记录未孵化卵数。产卵量为若虫数加未孵化卵数。共重复 6 次。试验在温控室进行(温度为 27 ±3℃,相对湿度 70% ±5%)。

1.5　数据分析

百分比数据进行平方根反正弦转换,以满足方差分析的要求。使用 SPSS 24.0 双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验硅处理、白背飞虱为害以及两者交互作用对水稻叶鞘硅化程度影响的显著性,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验硅处理对白背飞虱刺吸行为和寄主选择影响的显著性,用 Tukey 氏检验法比较不同处理间的差异显著性。

2　结果

2.1　施硅对水稻叶鞘硅化程度的影响

电镜观察发现,水稻叶鞘中硅细胞呈哑铃形,成对排列(图 1: A, B)。双因素方差分析结果表明,硅处理、白背飞虱取食以及两者交互作用对水稻叶鞘硅化程度(硅细胞数和面积)均有显著影响(表 1)。白背飞虱取食不同时间时,水稻硅细胞数随施硅量增大而顺次显著增多($P < 0.001$)(图 2: A);硅细胞面积则相反,随施硅量的增大而顺次显著减小($P < 0.001$)(图 2: B)。在不同施硅量的水稻中,白背飞虱取食 24 h 时的水稻硅细胞数显著多于取食 0 h 时($P = 0.001$)(图 2: C),而取食 72 h 时的水稻硅细胞数显著少于取食 0 h 时($P = 0.002$)(图 2: C);白背飞虱取食 0 h 时的水稻硅细胞面积显著小于其他取食时间($P \leqslant 0.002$)(图 2: D),取食 0 h 时比取食 96 h 时水稻硅细胞面积低 6.9%。

2.2　水稻施硅对白背飞虱若虫刺吸行为的影响

EPG 记录白背飞虱 4 – 5 龄若虫在水稻上的刺吸电位如图 1(C)所示。硅处理对非刺探(np)波、路径(Nc)波、韧皮部取食(N4-b)波的总持续时间有显著影响,而且对 np 波、韧皮部刺穿(N4-a)波、N4-b 波的单次持续时间有显著影响(表 2)。np 波和 Nc 波的总持续时间随施硅量增大而延长,高硅处理组显著长于对照组(np 波: $P = 0.004$; Nc 波: $P = 0.015$);而 N4-b 波的总持续时间随施硅量增大而缩短,施硅处理显著短于对照组($P \leqslant 0.041$)。np 波单次持续时间随施硅量增大而延长,高硅处理组显著长于对照组($P = 0.050$);与之相反,N4-a 波和 N4-b 波的单次持续时间随施硅量的增大而缩短,高硅处理 N4-a 波单次持续时间比对照短($P = 0.043$),施硅处理 N4-b 波单次持续时间显著短于对照($P \leqslant 0.028$)。

2.3　水稻施硅对白背飞虱雌成虫寄主选择性的影响

施硅显著影响白背飞虱雌成虫对水稻的栖息选择性($F = 244.393$, $df = 2,35$, $P < 0.001$)(图 3: A)和产卵选择性($F = 28.924$, $df = 2,17$, $P < 0.001$)

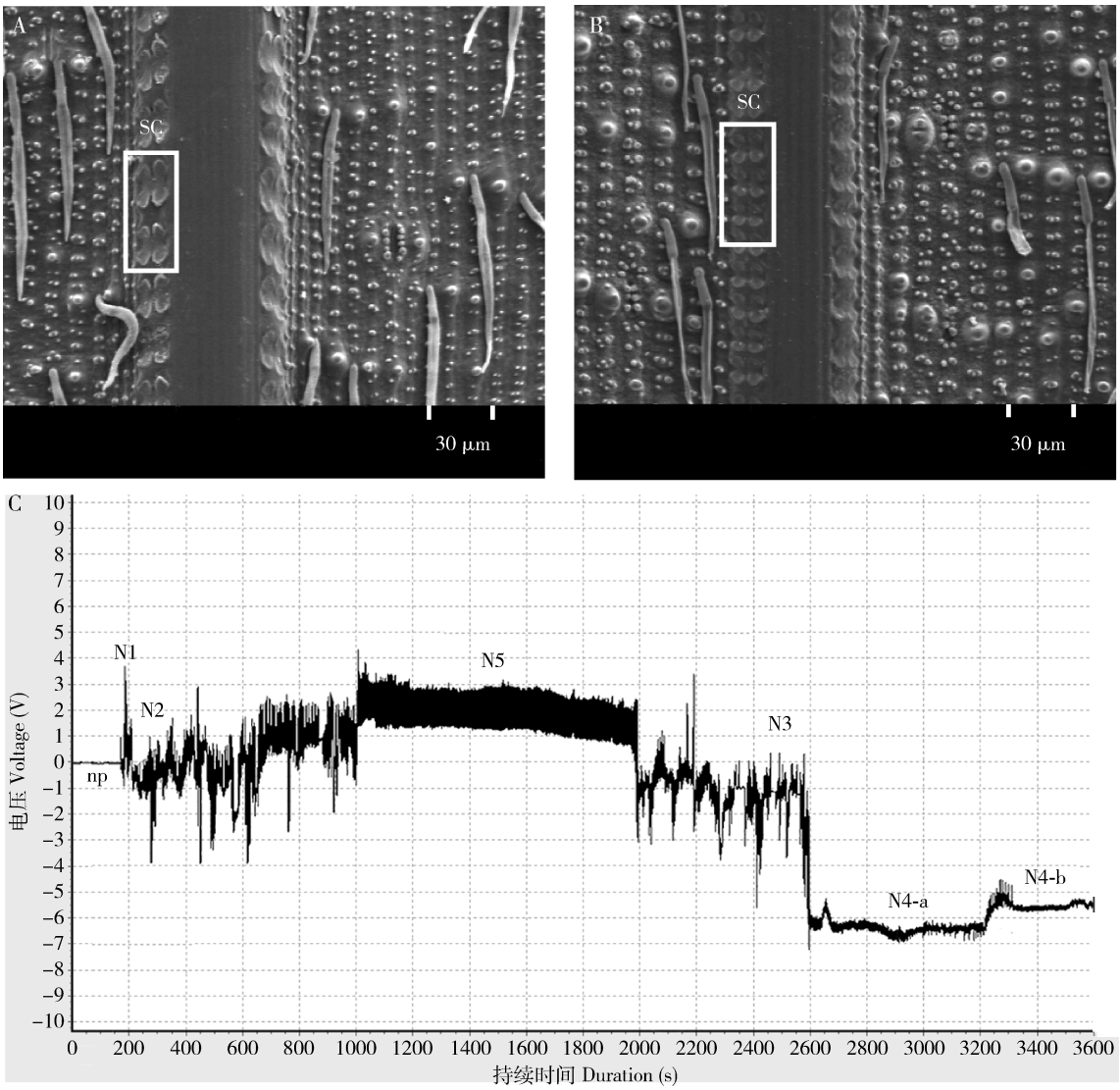

图 1 水稻叶鞘表面电镜图和白背飞虱刺吸电位图

Fig. 1 Scanning electron microscope (SEM) photos of rice leaf sheath surface and electrical penetration graph (EPG) waveforms identified from *Sogatella furcifera* on rice

A: 对照叶鞘电镜图 SEM graph of leaf sheath of the control plant; B: 施硅处理叶鞘电镜图 SEM graph of silicon-treated leaf sheath; C: EPG. SC: 硅细胞 Silica cell. np: 未刺探 Non-penetration; N1: 刺探开始 Penetration initiation; N2: 唾液分泌和口针移动 Salivation and stylet movement; N3: 口针在韧皮部外活动 Extracellular stylet activity near the phloem region; N4-a: 口针刺入韧皮部 Intracellular stylet activity in the phloem region without ingestion; N4-b: 取食韧皮部汁液 Phloem sap ingestion; N5: 口针在木质部活动 Activity in the xylem region. 其中,N1, N2 和 N3 合并为路径(Nc)波 N1, N2 and N3 are collectively named as pathway event (Nc).

表 1 硅处理和白背飞虱为害影响水稻叶鞘硅化程度的双因子方差分析参数

Table 1 Parameters of two-way analysis of variance for significance of the effects of silicon amendment and *Sogatella furcifera* infestation on silicification of rice leaf sheaths

处理 Treatments	硅细胞数 Number of silica cells			硅细胞面积 Area of single silica cell		
	df	*F*	*P*	*df*	*F*	*P*
硅处理 Silicon treatment (A)	2	278.430	< 0.001	2	487.908	<0.001
白背飞虱为害 WBPH infestation (B)	4	12.593	<0.001	4	41.307	<0.001
A × B	8	10.929	<0.001	8	18.464	<0.001
误差 Error	60	–	–	60	–	–
总变异 Total variance	75	–	–	75	–	–

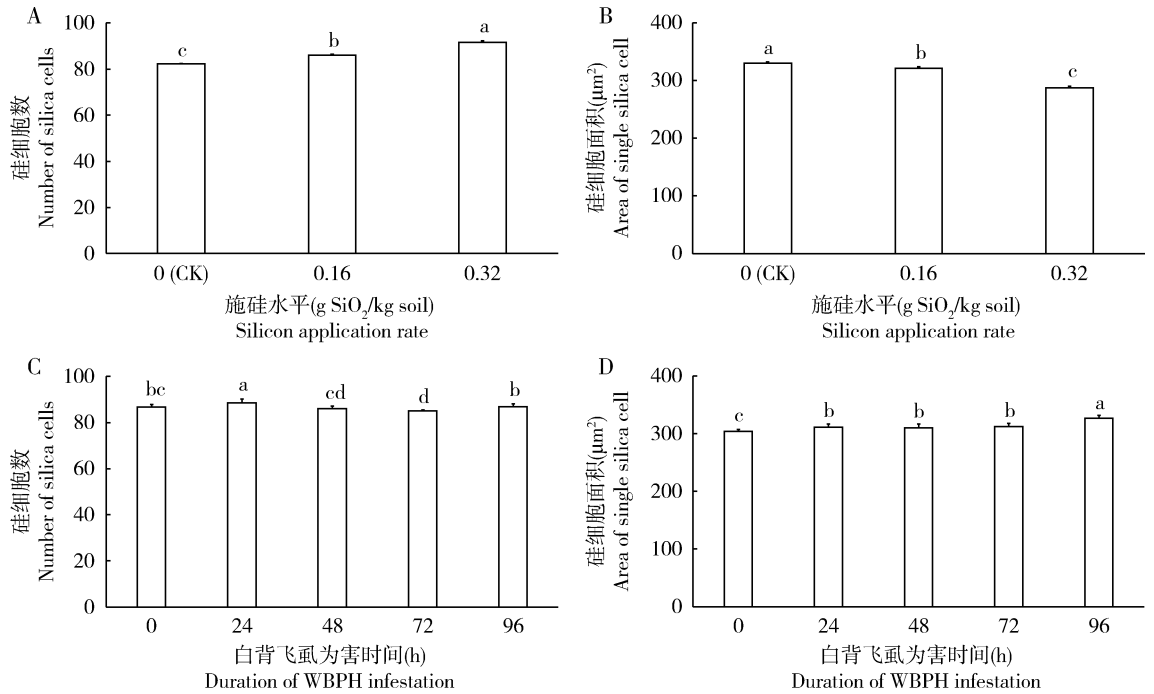

图 2　硅处理和白背飞虱为害影响水稻叶鞘硅化程度的主效应

Fig. 2　Main effects of silicon application and *Sogatella furcifera* infestation on silicification of rice leaf sheaths

柱上不同字母表示处理间差异显著(Turkey 氏检验, $P < 0.05$)。Different letters above bars indicate significant difference (Turkey's test, $P < 0.05$).

表 2　EPG 记录的施硅和未施硅水稻上白背飞虱若虫的取食行为

Table 2　Feeding behaviors of *Sogatella furcifera* nymphs on rice plants amended with Si or not recorded by EPG

硅处理 Si treatment (g SiO_2/kg soil)	np	Nc	N4-a	N4-b	N5
各波形持续总时间 Total duration of each EPG waveform (min)					
0 (CK)	59.1 ± 2.5 b	97.9 ± 4.5 b	41.5 ± 2.1 a	134.0 ± 10.2 a	147.4 ± 9.4 a
0.16	65.4 ± 2.9 ab	106.8 ± 4.2 ab	46.9 ± 2.8 a	99.8 ± 10.2 b	161.0 ± 7.5 a
0.32	74.2 ± 3.8 a	115.9 ± 4.2 a	44.4 ± 1.7 a	81.4 ± 8.2 b	164.2 ± 6.9 a
方差分析参数 ANOVA statistics	$F = 5.885$, $df = 2,38$, $P = 0.006$	$F = 4.379$, $df = 2,38$, $P = 0.020$	$F = 1.467$, $df = 2,38$, $P = 0.244$	$F = 7.800$, $df = 2,38$, $P = 0.002$	$F = 1.234$, $df = 2,38$, $P = 0.303$
各波形单次持续时间 Mean duration of each EPG waveform (min)					
0 (CK)	8.0 ± 0.8 b	8.1 ± 1.0 a	17.3 ± 3.3 a	61.2 ± 6.5 a	25.2 ± 1.8 a
0.16	8.6 ± 0.9 ab	6.6 ± 0.5 a	10.3 ± 1.1 ab	40.5 ± 5.2 b	24.4 ± 1.8 a
0.32	11.2 ± 1.1 a	8.7 ± 1.0 a	8.0 ± 0.7 b	28.6 ± 4.3 b	27.9 ± 3.4 a
方差分析参数 ANOVA statistics	$F = 3.410$, $df = 2,38$, $P = 0.044$	$F = 1.531$, $df = 2,38$, $P = 0.230$	$F = 5.433$, $df = 2,38$, $P = 0.009$	$F = 9.232$, $df = 2,38$, $P = 0.001$	$F = 0.576$, $df = 2,38$, $P = 0.567$

各波形代号同图 1。数据表示为平均值 ± 标准误,同列数据后不同字母表示处理间差异显著(Tukey 氏检验, $P < 0.05$)。The codes of waveforms were the same as in Fig. 1. Data are expressed as mean ± *SE*. Data in a column followed by different letters are significantly different (Tukey's test, $P < 0.05$).

(图 3：B)。白背飞虱雌成虫在不同处理水稻上的栖息率随施硅量的增大而显著下降($P < 0.001$)(图 3：A),中硅和高硅处理分别比对照降低 48.0% 和 67.4%,高硅比中硅处理降低 37.4%。就产卵选择性而言,中硅和高硅处理水稻上的产卵量均显著低于对照($P < 0.001$)(图 3：B),比对照分别降低 34.8% 和 46.1%。

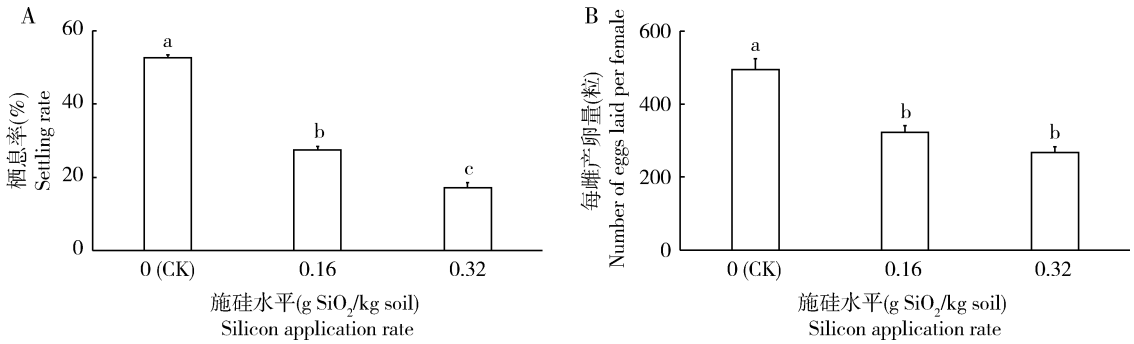

图 3 白背飞虱雌成虫对施硅水稻的栖息(A)和产卵(B)选择性

Fig. 3 Settling (A) and oviposition (B) preference of female adults of *Sogatella furcifera* on rice plants amended with silicon

CK: 不施硅 No silicon was amended. 数据表示为平均值 ± 标准误,柱上不同字母表示差异显著(Tukey 氏检验, $P<0.05$)。Data are expressed as mean ± *SE*. Bars with different letters indicate significant difference (Tukey's test, $P<0.05$).

3 讨论

植物抗虫机制表现为抗生性(antibiosis)、耐害性(tolerance)和排驱性(antixenosis)3 个方面(Koch *et al.*, 2016)。排驱性是指植物使昆虫不趋向其上取食、产卵或栖息的一些特性。植物的表面形态、生理生化特性和分泌的挥发性次生物质可以阻止昆虫趋向植物产卵或取食,从而避免或减轻害虫为害(卢伟等, 2007; 韩永强等, 2017)。水稻对白背飞虱的抗性与水稻叶鞘表皮的刚毛、刺毛、硅细胞群、硅细胞链、木栓层和蜡被层密度等密切相关(叶海芳, 1989)。本研究结果表明,白背飞虱雌成虫对中硅和高硅处理水稻的栖息选择率(图 3: A)和产卵选择性(图 3: B)均显著低于对照,表明施硅增强了水稻对白背飞虱的排驱性,这可能与施硅增大水稻叶鞘的硅化程度有关。水稻是典型的硅酸植物,具有主动吸收和富集硅的能力(Ma *et al.*, 2006)。吸收的硅富集在水稻茎秆、叶鞘和叶片的表皮,增加植物组织的硬度和耐磨度。本研究结果(图 2)和此前的报道(Yang *et al.*, 2017b)均发现施硅增加单位面积水稻叶鞘上的硅细胞数量,这有助于增强表皮上的刚毛、刺毛、木栓层和蜡被层对白背飞虱寄主选择的不利影响,从而导致白背飞虱对施硅水稻的栖息和产卵选择性下降。另外,Kvedaras 等(2010)报道施硅影响植物挥发性次生物质的释放,但施硅是否影响水稻挥发性次生物质的释放及其在施硅水稻对白背飞虱的排驱性中的作用,需要开展进一步的研究。

刺吸式害虫通过口针从植物韧皮部汁液获取营养。在刺吸植物韧皮部汁液之前,口针需要经过一系列的刺探行为(Lei *et al.*, 2016)。在这个过程中,植物的组织化学特性会对刺吸式害虫的刺吸行为产生影响。本研究中,我们发现施硅影响白背飞虱若虫对水稻韧皮部汁液的摄取,施硅处理缩短了白背飞虱若虫的韧皮部取食(N4-b)的时间(表 2);这与施硅对褐飞虱(Yang *et al.*, 2017b)和麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*(Costa *et al.*, 2011)刺吸行为的影响一致。有意思的是,这一结果也与褐飞虱在抗虫品种上的行为相似,即褐飞虱在携带抗性基因 *Bph*14 和 *Bph*15 的水稻植株上摄取韧皮部汁液的时间减少(Hao *et al.*, 2008)。在施硅处理水稻上,白背飞虱的非刺探(np)波的总持续时间和单次持续时间以及路径(Nc)波的总持续时间均显著高于对照水稻(表 2)。再者,虽然韧皮部刺穿(N4-a)的总持续时间在施硅处理与对照之间没有差异,但是对照中单次持续时间反而显著长于施硅处理(表 2),这是由于白背飞虱在施硅水稻上进行了更为频繁的刺探和刺穿行为。这些结果表明白背飞虱在施硅水稻上的刺吸行为受到了阻碍。扫描电镜发现,施硅水稻的硅化程度增大,而且硅处理的水稻叶鞘维管束四周有排列紧密的硅细胞链,这可能使得白背飞虱在施硅水稻上花费更多的时间来选择刺探部位(即 np 波持续时间增大),而且白背飞虱在施硅水稻上选择的刺探部位可能并不适合进一步的韧皮部刺穿,从而表现出更频繁的刺探和刺穿。硅处理水稻上韧皮部取食(N4-b)时间的下降,一方面可能是施硅使得水稻韧皮部汁液中可溶性硅酸含量上升(这需要进一步测定),因为水稻叶鞘中提取出的可溶性硅酸可以减少褐飞虱取食(Sowers and Thurston, 1979);另一方面,施硅处理可能参与白背飞虱刺吸诱导的胼胝质在韧皮部筛管上的沉积

(Yang *et al*., 2018),从而阻止白背飞虱取食韧皮部汁液。胼胝质是一种植物多糖,虫害可诱导其在韧皮部筛管上沉积,从而阻止刺吸式害虫的韧皮部汁液取食(Hao *et al*., 2008)。施硅水稻上白背飞虱刺吸行为受阻将最终导致白背飞虱取食量下降,从而增强施硅水稻对白背飞虱的抗生性。

本研究结果表明,施硅增强水稻对白背飞虱的排驱性、阻碍白背飞虱的刺吸行为,这将有助于降低施硅水稻上白背飞虱的种群和为害,从而增强水稻对白背飞虱的抗性。

参考文献(References)

Alagar M, Suresh S, Saravanakumar D, Samiyappan R, 2010. Feeding-induced changes in defence enzymes and PR proteins and their implications in host resistance to *Nilaparvata lugens*. *J. Appl. Entomol*., 134(2): 123 – 131.

Cheng JA, Zhu JL, Zhu ZR, Zhang LG, 2008. Rice planthopper outbreak and environment regulation. *J. Environ. Entomol*., 30(2): 176 – 182. [程家安, 朱金良, 祝增荣, 章连观, 2008. 稻田飞虱灾变与环境调控. 环境昆虫学报, 30(2): 176 – 182]

Costa RR, Moraes JC, Dacosta RR, 2011. Feeding behaviour of the greenbug *Schizaphis graminum* on wheat plants treated with imidacloprid and/or silicon. *J. Appl. Entomol*., 135(1 – 2): 115 – 120.

Han YQ, Gong SL, Wen LZ, Hou ML, 2017. Effect of silicon addition to rice plants on *Cnaphalocrocis medinalis* feeding and oviposition preference. *Acta Ecol. Sin*., 37(5): 1623 – 1629. [韩永强, 弓少龙, 文礼章, 侯茂林, 2017. 水稻施用硅肥对稻纵卷叶螟幼虫取食和成虫产卵选择性的影响. 生态学报, 37(5): 1623 – 1629]

Han YQ, Lei WB, Wen LZ, Hou ML, 2015. Silicon-mediated resistance in a susceptible rice variety to the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée (Lepidoptera: Pyralidae). *PLoS ONE*, 10(4): e0120557.

Han YQ, Li P, Gong SL, Yang L, Wen LZ, Hou ML, 2016. Defense responses in rice induced by silicon amendment against infestation by the leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis*. *PLoS ONE*, 11(4): e0153918.

Han YQ, Liu C, Hou ML, 2010. Silicon-mediated effects of rice plants on boring behavior of *Chilo suppressalis* larvae. *Acta Ecol. Sin*., 30(21): 5967 – 5974. [韩永强, 刘川, 侯茂林, 2010. 硅介导的水稻对二化螟幼虫钻蛀行为的影响. 生态学报, 30(21): 5967 – 5974]

Hao PY, Liu CX, Wang YY, Chen RZ, Tang M, Du B, Zhu LL, He GC, 2008. Herbivore-induced callose deposition on the sieve plates of rice: an important mechanism for host resistance. *Plant Physiol*., 146(4): 1810 – 1820.

Hou ML, Han YQ, 2010. Silicon-mediated rice plant resistance to the Asiatic rice borer (Lepidoptera: Crambidae): effects of silicon amendment and rice varietal resistance. *J. Econ. Entomol*., 103(4): 1412 – 1419.

Koch KG, Chapman K, Louis J, Heng-Moss T, Sarath G, 2016. Plant tolerance: a unique approach to control hemipteran pests. *Front. Plant Sci*., 7: 1363.

Kvedaras OL, An M, Choi YS, Gurr GM, 2010. Silicon enhances natural enemy attraction and biological control through induced plant defences. *Bull. Entomol. Res*., 100(3): 367 – 371.

Lei WB, Li P, Han YQ, Gong SL, Yang L, Hou ML, 2016. EPG recordings reveal differential feeding behaviors in *Sogatella furcifera* in response to plant virus infection and transmission success. *Sci. Rep*., 6: 30240.

Lou YG, Cheng JA, 2011. Basic research on the outbreak mechanism and sustainable management of rice planthoppers. *Chin. J. Appl. Entomol*., 48(2): 231 – 238. [娄永根, 程家安, 2011. 稻飞虱灾变机理及可持续治理的基础研究. 应用昆虫学报, 48(2): 231 – 238]

Lu W, Hou ML, Wen JH, Li JW, 2007. Effects of plant volatiles on herbivorous insects. *Plant Prot*., 33(3): 13 – 17. [卢伟, 侯茂林, 文吉辉, 黎家文, 2007. 植物挥发性次生物质对植食性昆虫的影响. 植物保护, 33(3): 13 – 17]

Ma JF, 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Sci. Plant Nutr*., 50(1): 11 – 18.

Ma JF, Tamai1 K, Yamaji N, Mitani N, Konishi S, Katsuhara M, Ishiguro M, Murata Y, Yano MA, 2006. A silicon transporter in rice. *Nature*, 440(7084): 688 – 691.

Maleck K, Dietrich RA, 1999. Defense on multiple fronts: how do plants cope with diverse enemies? *Trends Plant Sci*., 4(6): 215 – 219.

Massey FP, Hartley SE, 2009. Physical defences wear you down: progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. *J. Anim. Ecol*., 78(1): 281 – 291.

Pathak MD, Khan ZR, 1994. Insect Pests of Rice. International Rice Research Institute, Manila. 1 – 13.

Salim M, Saxena RC, 1992. Iron, silica, and aluminum stresses and varietal resistance in rice: effects on white-backed planthopper. *Crop Sci*., 32(1): 212 – 219.

Savant NK, Korndörfer GH, Datnoff LE, Snyder GH, 1999. Silicon nutrition and sugarcane production: a review. *J. Plant Nutr*., 22(12): 1853 – 1903.

Sowers AE, Thurston EL, 1979. Ultrastructural evidence for uptake of silicon-containing silicic acid analogs by *Urtica pilulifera* and incorporation into cell wall silica. *Protoplasma*, 101(1 – 2): 11 – 22.

Yang BY, Chen XF, Liu XD, Guo HB, 2006. Observation of silicon cells on the leave surface in different varieties of rice. *J. Chin. Electr. Microsc. Soc*., 25(2): 146 – 150. [杨秉耀, 陈新芳, 刘向东, 郭海滨, 2006. 水稻不同品种叶表面硅质细胞的扫描电镜观察. 电子显微学报, 25(2): 146 – 150]

Yang L, Han YQ, Li P, Li F, Ali S, Hou ML, 2017a. Silicon amendment is involved in the induction of plant defense responses to a phloem feeder. *Sci. Rep*., 7(1): 4232.

Yang L, Han YQ, Li P, Wen LZ, Hou ML, 2017b. Silicon amendment

to rice plants impairs sucking behaviors and population growth in the phloem feeder *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Sci. Rep.*, 7(1): 1101.

Yang L, Li P, Li F, Ali S, Sun XQ, Hou ML, 2018. Silicon amendment to rice plants contributes to reduced feeding in a phloem-sucking insect through modulation of callose deposition. *Ecol. Evol.*, 8(1): 631 – 637.

Yang YC, Zhou QM, 2003. Advances of the research on rice gene transformation. *J. Hunan. Agric. Univ.* (*Nat. Sci. Ed.*), 29(1): 85 – 88. [杨有才, 周清明, 2003. 转基因水稻研究进展. 湖南农业大学学报(自然科学版), 29(1): 85 – 88]

Ye HF, 1989. Study on the resistance of rice against *Sogatella furcifera* (Horvath). *J. Southwest Agric. Univ.*, 11(2): 150 – 154. [叶海芳, 1989. 水稻叶鞘表皮结构对白背飞虱抗性的研究. 西南农业大学学报, 11(2): 150 – 154]

Zhou GH, Zhang SG, Zou SF, Xu ZW, Zhou ZQ, 2010. Occurrence and damage analysis of a new rice dwarf disease caused by *Southern rice black-streaked dwarf virus*. *Plant Prot.*, 36(1): 144 – 146. [周国辉, 张曙光, 邹寿发, 许兆伟, 周志强, 2010. 水稻新病害南方水稻黑条矮缩病发生特点及危害趋势分析. 植物保护, 36(1): 144 – 146]

(责任编辑: 赵利辉)